

閉鎖型植物工場における連続光の利用(第1報)

誌名	植物環境工学
ISSN	18802028
著者	畑, 直樹 榊田, 正治 小林, 昭雄 村中, 俊哉 岡澤, 敦司 村上, 賢治
巻/号	23巻3号
掲載ページ	p. 93-100
発行年月	2011年9月

閉鎖型植物工場における連続光の利用 (第1報) 連続光下におけるナス科・ウリ科作物の生育様相ならびに障害発生

畑 直樹¹・榊田正治²・小林昭雄¹・村中俊哉¹・岡澤敦司¹・村上賢治²

¹大阪大学大学院工学研究科 565-0871 吹田市山田丘 2-1

²岡山大学大学院自然科学研究科 700-8530 岡山市北区津島中 3-1-1

Application of Continuous Light in a Plant Factory System 1. Growth Habit and Occurrence of Injury in Solanaceae and Cucurbitaceae Crops Grown Under Continuous Light

Naoki HATA¹, Masaharu MASUDA², Akio KOBAYASHI¹, Toshiya MURANAKA¹,
Atsushi OKAZAWA¹ and Kenji MURAKAMI²

¹Graduate School of Engineering, Osaka University, Yamadaoka, Suita 565-0871

²Graduate School of Natural Science and Technology, Okayama University, Tsushimanaka, Kitaku, Okayama 700-8530

Abstract

Altered growth habits and leaf injuries occurring under continuous light are comprehensively reviewed for Solanaceae and Cucurbitaceae crops. Continuous light can accelerate growth by providing a high daily light integral, but many species and cultivars develop leaf injuries and abnormal growth. Other environmental factors may alter responses to continuous light.

Keywords: chlorosis, dry matter production, leaf fall, necrosis, senescence

はじめに

平成 21 年 4 月現在、閉鎖型植物工場は全国 34 か所において稼働し、果菜苗ならびに葉菜類の生産を行っている¹⁾。閉鎖型植物工場においては、光、温度、湿度、CO₂濃度、培養液等の環境条件が人工的に制御され、この制御された場において対象品目が周期的に連続かつ安定生産される。

制御環境の構成要素である光条件は植物の生育に影響する主たる要因の一つであり、照射される時間(日長)、強さ(光強度)、波長(光質)が三位一体として機能する。人工

光下で栽培するにあたっては、使用する光源下において可能な限り高い光強度で植物に照射することが前提となる。したがって、光強度ならびに光質の設定は光源の選択(点灯本数や LED 素子の配列等を含む)にはかならず、選択した光源設置後は光強度もしくは光質のいずれかを単独で変化させることは困難である。一方、日長は光源の種類によらずタイマーの ON/OFF により制御できることから、光源設置後も自由に変化させることが可能である。間欠照射(パルス光)も日長の一種として捉えられる。

熟発生量の少ない弱光の光源を使用する場合、日長を長くして1日あたりの総光エネルギー量を高めることにより生育促進を図ることが肝要である。最大限に日長を長くした究極の状態は、暗期を設けない連続照射すなわち連続光条件であり、同一光源を使用する場合は連続光下で総光エネルギー量は最大とできる。高緯度地域においては夏の白夜が連続光の状態になるが、光強度は絶えず日変化する。光強度一定の

2011 年 3 月 3 日受付

2011 年 5 月 23 日受理

Corresponding author: Akio Kobayashi

(kobayashi@bio.eng.osaka-u.ac.jp)

連続光条件を設定できるのは閉鎖型植物工場の大きな特徴ともいえる。

これまでに多くの植物が連続光下で育成され、生育や生理現象が調査されている²⁾が、閉鎖型植物工場における連続光の利用について総説的に論じている文献は見当たらない。後述のように、連続光下では一般に連続光障害と称される生理障害が発生するため、連続光条件が障害発生を伴う生育不適条件あるいはストレス条件であり、栽培上の利点に乏しいと認識されていることが一因と考えられる。一方、上述のように連続光下では総光エネルギー量を最大とできるため、生育促進条件として有効に活用しうる事例も存在し、環境調節等により連続光障害の発生を緩和する条件も報告されている。近年増加の一途にある閉鎖型植物工場において、連続光条件を有効に利用できる可能性は少なくなく、光源に依存せず可変的に制御できる日長の重要性という点からも、連続光下における植物の反応を今一度捉え直す時期にあると考える。

本誌以降の一連の総説においては、閉鎖型植物工場における連続光の利用と題し、連続光下での植物の生育、生理応答、連続光の実践的利用について概説したい。連続光を扱った研究としては、光補償点以下の微光の電照による日長延長や、光形態形成などの生理学的事象を追求したものが存在し、これらも考慮すると枚挙にいとまがなく、情報の錯綜につながる。そこで、人工気象器等の閉鎖空間において光合成を行えると判断される光強度で連続光とした試験、もしくは温室等において光合成を行えると判断される光強度の補光で連続光とした試験に絞って紹介することとした。

多数の報告を纏めるにあたり、一方では植物別に連続光下の障害発生の有無を中心とした生育様相を捉えること、もう一方では生理現象別に連続光下の反応を捉えることが有効であると考えられた。植物別に連続光下の生育様相を紹介するにあたっては、研究報告の多い双子葉植物の主要野菜から作物、花卉、特用作物、木本植物に続き、単子葉植物、裸子植物の順となるように科別に記載した。なお2つ以上の文献ならびに属が含まれる場合に科別に記載し、単一の文献や単一の属で構成される場合は、その他の項目に記載した。

光強度の強弱の評価は各論文の中で相対的に与えられるものであるが、論文間の比較を行うにあたっては、光量として絶対的な評価を与えなければ混乱を生じる。おおよその分類として光合成有効量子束密度 (PPFD) を基準とする場合は、極弱光 ($< 100 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、弱光 ($100 \sim 200 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、中庸光 ($200 \sim 400 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、比較的強光 ($400 \sim 800 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、強光 ($> 800 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) としておきたい。同様に照度 (lx) の場合は光源の種類によるが、PPFD 値に約 75 を乗じる換算式 (蛍光灯の場合)³⁾ に基づき、極弱光 ($< 7,500 \text{ lx}$)、弱光 ($7,500 \sim 15,000 \text{ lx}$)、中

庸光 ($15,000 \sim 30,000 \text{ lx}$)、比較的強光 ($30,000 \sim 60,000 \text{ lx}$)、強光 ($> 60,000 \text{ lx}$) としたい。なお以降、PPFD の光強度を示すにあたっては $100 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ を PPFD 100 のように省略する。

ナス科植物

植物の連続光応答としてナス科植物において最も多くの研究が行われている。ナス属 (*Solanum*) のトマト、ナスにおいては顕著な連続光障害の発生が報告されており、耐性が低い。同じくナス属のジャガイモにおいても障害の発生が報告されているが、耐性品種も存在する。一方トウガラシ属 (*Capsicum*) では総じて連続光障害の耐性が高いが、生育異常が認められる場合もある。タバコにおいても障害の発生が認められている。

1) トマト (*Solanum lycopersicum*)

トマトは人工光の連続光下において葉に激しい障害が発生することが明らかとなった最初の植物であり、鉢苗を弱光の連続光下で栽培した際に多くの試験でクロロシスさらにはネクロシスの発症が観察されている。'Indiana Baltimore' は 325 fc (約 3,500 lx) の極弱光下でも 21 時間日長ならびに連続光下で新葉クロロシスを発症し、連続光下で著しく生育不良となった⁴⁾。クロロシスは処理後 4 日目に確認され、14 ~ 21 日後には新葉全体が完全に黄化したが、処理前に展開していた葉にはクロロシスは発症しなかった。'Extra Early Canner' でも 4 ~ 5 葉期苗を連続光下におくと、7 日以内に新たに展開した葉に障害が発生し既展開葉には発生しなかった⁵⁾。一方、'福寿 2 号' の 4 週齢苗を 15,000 lx、8 時間日長から連続光下で 24 日間栽培すると、連続光下で初期生育は促進されて植物体の乾物重が最大となったが、処理 15 日目に下位葉に葉脈間黄化が発生して、その後落葉するとともに、症状が上位葉に及んで全葉黄化して生育を停止し⁶⁾。既展開葉には発生しないとした上記発症様式^{4,5)}とは異なった。また下位葉の黄化やネクロシスを 5 ~ 7 日後に発症し、2 ~ 3 週間には茎頂付近で展開する数枚を残して全葉が落葉し、展開する葉も次第に小さくなって最終的に植物体が枯死したとする別の症例も報告されている⁷⁾。葉のクロロシスならびにネクロシスの発生を認めているが発生様式は記述していない報告もある^{8,9)}。

1 日 24 時間周期の半分が明期、半分が暗期の 12 時間日長下ではトマトは正常に生育する。しかしながら、8、12、48 ならびに 72 時間周期で半分を昼、半分を夜とした条件下では異常な生育となり、その様相が連続光下の植物体に酷似していると報告されている^{5,10,11)}。1 日が 24 時間周期でない場合、暗期に対する明期の比率が低いほど異常を呈しやすい傾向にあった^{5,11)}。生育異常を呈する特異な日周条件下で前処理

を行うと、連続光下に移した際に連続光障害を早期に発症したことから、特異な日周条件下では個体の連続光障害の感受性が増大していた⁵⁾。

連続光障害の耐性が極めて低いと考えられるトマトにおいて障害発生が認められなかったとする報告も存在する。

‘Minibelle’ 9日齢苗を21日間連続光下で湛液式水耕栽培すると障害を発生せず、16時間日長下よりもむしろ生育促進され、水耕により水ストレスが緩和されたことに起因すると推察された¹²⁾。また、温室内で育成した‘Rutgers’非罹病苗を連続光下に移しても連続光障害は発生しなかったが、ポテトスピンドルチューバーウイルス(PSTVd)に感染させた株では連続光下の新葉クロロシスに似た病害を強く発症し、12ならびに16時間日長下ではこの病害の程度が弱いことが報告されている¹³⁾。ただし10～14日間温室内で育成した後では発生しないが、始めから若苗を連続光下で育成するとやはり葉脈間クロロシスは観察されている。4～7葉期苗で最も連続光障害の感受性が高く(障害を発生しやすく)、より若い苗もしくは10葉以上を展開するより成熟した苗は感受性が低かったとする報告⁵⁾もあり、個体の齢の影響も考慮する必要がある。そのほか‘Ailsa Craig’は23.5時間日長もしくは連続光下において新葉クロロシスを発症するが、エチレン生成に関わるACC酸化酵素のアンチセンス遺伝子を導入した組換え体(pTOM13)では障害が発生抑制もしくは緩和された^{14,15)}。ナス科のモデル植物として近年研究用途で広く利用されている‘Micro-Tom’が連続光耐性であることを、2005～2010年にカナダのゲルフ大学の研究グループが海外の学会で発表しているが、原著論文としては報告されていない。

‘Micro-Tom’が連続光下で生育するという点で、供試材料として連続光下で播種後4週間栽培したとする報告は存在する¹⁶⁾。

トマトの閉鎖型苗生産を連続光下で行えることが示されている^{17,18)}。連続光下で‘桃太郎’セル成型苗を育成すると、28℃恒温条件ではクロロシスを発症したが、高温時気温を28℃、低温時気温を16℃とする変温条件ではクロロシスを発症しなかった。28℃恒温よりも変温で生育量は低下したが、花芽分化が促進されたため定植後の到花日数は短縮されること、日積算光合成有効光量子束密度(DLI; daily light integral)が同一の16時間日長下よりも変温の連続光下で生育促進されることが報告されている。26℃と10℃もしくは30℃と17℃の変温条件でも同様に障害が発生せず、2か月間正常に生育したことが認められている⁵⁾が、23～25℃と15～17℃の変温条件で障害発生を認めた報告⁸⁾もある。なお障害は12℃恒温では発症しなかった⁴⁾が、14～23℃の範囲では低温ほど発症は弱まったものの14℃恒温条件でも発症した⁵⁾。このことは障害発生抑制には低温ではなく変温の影響

が大きいことを示唆する。

連続光下において葉にクロロシスを発症しながらも果実を生産することも可能ではある。‘Trend’の1.5か月齢苗を補光(PPFD 110)による温室内で4か月間栽培すると、20時間日長および連続光下で定植後6週目には新葉クロロシスを発症したが、果実収量は連続光下で最大となった¹⁹⁾。PPFD 350の補光による同様の試験においては、定植後10週目までは14時間日長下よりも連続光下で植物体乾物重、果実収量が上回ったが、15週目には逆転した。同様の補光(PPFD 120)試験で15週目の植物体乾物重、果実収量は18時間日長下で最大となることが報告されているが、葉の障害の有無については触れられていない²⁰⁾。補光による温室内の連続光下において障害は発生するが、人工光源下の方が発症は激しいとの報告⁷⁾もあり、上記結果は屋外試験であったことを反映している可能性がある。

2) ナス (*Solanum melongena*)

ナスは若齢時に弱光下で短期間のうちにクロロシスを発症することから、連続光耐性が極めて低い植物の1つであると捉えられる。‘千両’の1葉期苗は栽培開始15日以内に18時間以上の日長(PPFD 94)下でクロロシスを生じ、連続光下においては激しい葉脈間クロロシスならびにネクロシスを発症した²¹⁾。同様に3～4葉期苗ではPPFD 100の連続光処理6日以内には新葉クロロシスを発症した^{22,23)}。また2葉期苗ではPPFD 40以上の光強度で10日以内に新葉クロロシスを発症し、最新展開葉の第4葉には葉に穴があくほどの激しいネクロシスをPPFD 100の弱光下でも発症した²⁴⁾。

‘千両’において、連続光下の環境条件によっては障害の発症程度に差を生じ、発症が抑えられることも認められている。毎日6時間、大気中のCO₂濃度を0として栽培するとクロロシス発症程度が大きく低下し、同12時間の場合は発症しなかった²²⁾。光源の蛍光灯を青色および赤色灯とすると、紫外線カットならびに植物育成灯よりも葉緑素濃度が低く、クロロシスを強く発症した²⁵⁾。また光強度をPPFD 148からPPFD 80ならびに44に低下させると、弱光ほどクロロシスの発症程度は低くなり、発症迄日数も増加した。さらに12時間周期で高温と低温の変温条件としたときに、温度差が7℃あるいは低温時気温18℃で発症程度が低く、発症迄日数が増加し、低温時気温15℃では全く発症しなかった。補光による温室内の連続光下で育苗すると、補光の光強度がPPFD 35以上ではクロロシスを発症すると報告された²⁶⁾。一方PPFD 25以下では障害を発生しなかったが、無補光区と乾物重に差がなく生育促進効果も認められなかった。

上記報告の障害発生が新葉において認められるのに対し、下位葉から障害が発生し上位葉へと広がりを見せたとの観察もある⁶⁾。すなわち‘群真5号’の4週齢苗を15,000

lx, 8時間日長から連続光下で24日間栽培すると、連続光下で初期生育は促進されて植物体の乾物重が最大となったが、処理15日目に下位葉の葉緑が褐変して、その後落葉するとともに、葉脈間の黄化、葉縁の褐変、葉がカップ状になるカップングが上位葉に及んで激しさを加え、生育を停止した。

3) ジャガイモ (*Solanum tuberosum*)

宇宙空間における閉鎖生態系生命維持システム (Controlled Ecological Life Support System) を構築するにあたっては、ジャガイモが潜在性の高い重要な植物の一つであるとされる。米航空宇宙局 (NASA) ならびに同ウイスコンシン大学の共同研究において、上記概念に基づき、ジャガイモの閉鎖空間 (宇宙空間) 内栽培システムの構築に関する広範な研究が行われた。その過程でジャガイモは連続光障害を発症する代表的な植物の一つであり、かつ連続光下の栽培において塊茎生産量を高められることが明らかとなっている。詳細については一連の研究を纏めた総説²⁷⁾を参照された。

1930年に 'Irish Cover' を1,200～1,400 fc (約13,000～15,000 lx) の連続光下で栽培し、葉に障害を発症せず、塊茎形成が25.6℃では不良、20℃では良好であったことが既に報告されていた⁷⁾にも関わらず後続研究が行われていなかった。連続光の耐性品種と非耐性品種が存在し、耐性品種は連続光下においても塊茎形成することが明らかにされた²⁸⁾ことが事実上、研究の端緒となっている。耐性品種 'Norland' および 'Russet Burbank' はPPFD 200の連続光下において障害を発症することなく、DLIの等しいPPFD 400の12時間日長下よりも処理6週目の植物体乾物重が増大したが、非耐性品種 'Kennebec' および 'Superior' は初期生育が連続光下で促進されるものの、10日目までには葉に斑点が現れ、最終的に発育停止した。また23および24品種における連続光耐性の品種間差が調査された結果、それぞれ14および12品種が耐性であり、やはり 'Kennebec' および 'Superior' は耐性が低いとされた^{29,30)}。高緯度地域で選抜された品種において耐性が高いことが示唆されている²⁷⁾。

上記の報告²⁸⁾以降、非耐性品種 'Kennebec' および 'Superior' の連続光応答がさらに検討され³¹⁻³³⁾、これらの障害が新葉にネクロシス斑点ならびにクロロシスとして発生すると総括的に記述されている³⁴⁾。また約100gの塊茎から発生させたシュートを連続光下においても障害は発生せず、一連の研究でシンク器官 (地下部) が少ない組織培養苗を使用したことが、非耐性品種における障害発生の要因であり、かつジャガイモにおける連続光障害の存在の発見につながったと述べられている。その他、新葉の障害発生とともに下位葉の落葉も認められている³³⁾。一方 'Désirée' 苗におい

て連続光下で新葉の障害が発生しないが、老化が促進されて下位葉が黄化し落葉したことが報告されている³⁵⁾。ジャガイモ葉巻病ウイルス (PLRV) の罹病苗は連続光下で葉巻が促進され、かつ落葉が抑制されることから、連続光下での育成により罹病の診断ができることも示唆された。

非耐性品種 'Kennebec' および 'Superior' は18℃恒温条件では障害を発症するが、高温時気温を22℃、低温時気温を14℃とする12時間周期の変温条件では障害を発症せず塊茎形成した³³⁾。同変温の周期を6時間あるいは24時間としても 'Kennebec' の障害は抑制され、耐性品種 'Denali', 'Norland' および 'Haig' の塊茎乾物重は変温周期が短いほど増大する傾向にあった³⁶⁾。またチオ硫酸銀錯塩 (STS) を葉面散布すると非耐性品種 'Kennebec' および 'Superior' の障害発生は大幅に緩和され、エセフオンの葉面散布もしくはエチレンの曝気により耐性品種 'Denali' においてクロロシスおよびネクロシス斑点が発生した¹⁴⁾。

耐性品種においては、長期間の連続光下における栽培試験を行い、塊茎収量の評価が行われている。'Norland' の塊茎は24℃以上でほとんど形成されず、16～20℃が塊茎生産の最適温度であった³⁷⁾。また、光強度とCO₂濃度とのバランスの中で、塊茎生産の最適温度は 'Norland' が18.7℃、'Russet Burbank' が17.5℃と推定されている³⁸⁾。

光強度が同じ場合、12時間日長下よりも連続光下で乾物生産量は高かった^{28,37,39-41)}。老化に起因するとみられるネクロシス斑点が連続光下においては90日目までに発生し、148日目までには各個体の約90%の葉で観察されたのに対し、12時間日長下においては126日目まで緑色を維持し、148日目においても斑点葉の割合が約30%と低かった³⁹⁾。塊茎形成の開始は12時間日長下で早く連続光下で遅れるため、塊茎乾物重は一時的に12時間日長下で高くなるが、生育が進むにつれて連続光下で高くなった³⁹⁾。さらに栽培期間中のDLIが同一であっても、連続光下で乾物生産を促進した後に12時間日長下で栽培するよりも、12時間日長下で塊茎形成促進後に連続光下で乾物生産を促進するほうが塊茎乾物重は高まることが報告された^{29,40)}。この塊茎形成後に乾物生産を促進させて収量を高める概念に基づき 'Denali' を40日間12時間日長下で、その後92日間連続光下で栽培した結果、露地栽培の2倍に相当する197 t ha⁻¹の最大収量が達成されたとされる²⁷⁾。

連続光下の光量はPPFD 400 (DLI = 35 mol m⁻² day⁻¹) 付近で飽和状態となり、PPFD 800に光強度を高めると、'Denali' では乾物生産量が増加したが、'Norland' および 'Russet Burbank' では概して乾物生産量は増加せず、むしろ低下する傾向にあった^{41,42)}。またPPFD 400～450の場合にはCO₂濃度を大気濃度から1,000 ppmに高めると、わず

かに乾物生産量は増加したが、PPFD 800 の場合は乾物生産量が低下傾向にあった⁴⁰⁻⁴³。CO₂ 濃度が 1,000 ppm の場合には葉の黄化や上位葉の老化が観察された⁴³。

DLI が 35 mol m⁻² day⁻¹ で同一の場合でも、PPFD 400 の連続光下の方が PPFD 800 の 12 時間日長下よりも植物体乾物重は高かった^{41,42}。この差異は地上部乾物重の増加によるところが大きく、塊茎乾物重は両日長下でほぼ同等である。一方 12 時間日長下では CO₂ 濃度を 1,000 ppm に高めることによる塊茎乾物重の増加効果が高く、この場合は 12 時間日長下において塊茎乾物重が高い傾向にある。連続光下では地上部の生育が旺盛となるため、植物体乾物重に対する塊茎乾物重の比率（非廃棄率）は光強度によらず全般に 12 時間日長下で高かった。

以上を総合すると、光強度の高い光源を使用できる場合は 12 時間日長が適当であり、光強度の低い光源に利用が制限される場合は連続光が適当であるといえる。品種によっては連続光耐性が極めて低い植物の一つとして捉えられるが、耐性品種が 100 日以上連続光下で栽培可能であることに鑑みれば、単純にジャガイモが連続光耐性の低い植物であると論じることはできない。

4) トウガラシ (*Capsicum annuum*)

トウガラシは他のナス属作物と異なり連続光耐性が高く、対照植物としてトマト^{20,44}あるいはナス^{23,24,26}と連続光応答の差異が比較されている。梶田らは一連の研究において、ピーマン‘京みどり’^{23,24,26,45-49}、シシトウ(‘ししほまれ’)^{26,50}、トウガラシ‘八房’⁴⁵は、PPFD 100 ~ 350 の連続光下で育成しても葉に連続光障害が発生しないことを報告した。

Masuda・Murage⁴⁵は 3 週齢苗を連続光下で 3 週間育成すると、地上部乾物重が 12 時間日長下の約 2 倍となり葉が濃緑化することを認めた。播種後から 6 週間連続光下におくとさらに生育促進されて、12 時間日長下では果実数が 0.7 個であったのに対し、連続光下では到花日数が 7 日短縮して、果実数が 25 個となった。12 時間日長下に対する同様の生育促進は梶田ら^{47,49}も認めている。補光による温室内の連続光下で育苗すると、補光の光強度が高いほど植物体の乾物重は増大し、PPFD 200 では無補光の約 2 倍となった²⁰。一方 20 時間日長下と連続光下の生育差はほとんど認められず、約 2 か月おきに 20 時間日長と連続光を交互に繰り返して 10 か月間人工気象室内で栽培した 3 個体の総果実収穫量は 14 kg となった⁴⁸。

連続光下における他の環境要因の影響も検討されている。CO₂ 濃度を 800 ppm に高めると大気濃度 (340 ppm) 下よりも果実数、果実乾物重が増大し、1,200 ならびに 1,600 ppm 下では果実乾物重はさらに増大したが、開花後 60 日目頃から一部葉脈間クロロシスが発生した⁴⁶。PPFD 400 以上

では生育量が低下し、PPFD 500 では同様の葉脈間クロロシスが発生した²⁴。相対湿度については、50%ならびに 80%で比較したところ果実収量に大きな差は生じなかった⁴⁷。また光源に青色蛍光灯を使用すると主茎の伸長抑制と低節位側枝の伸長促進により草姿がブッシュ状になり、赤色蛍光灯下よりも地上部乾物重および葉面積が約 40%減となった⁴⁹。

梶田らの一連の研究とは異なり、連続光下のピーマンにおいて生育異常を認める場合もある。‘Bruinsma Wonder’を発芽 5 日目から 55 日間弱光 (29 W m⁻²) の連続光下で栽培すると、地上部乾物重は 113 および 29 W m⁻² の 8 時間日長下のそれぞれ約 2 倍および 5 倍に増大したが、29 W m⁻² の 16 時間日長下には及ばなかった⁵¹。また処理開始後は正常に生育したが 40 日目から下位葉の黄化と落葉が発生して、葉面積は 113 W m⁻² の 8 時間日長下よりも低下した。一方、‘甘ピーマン’の 2 か月齢苗を 15,000 lx、8 時間以上の日長下で 24 日間栽培すると、連続光下で下位葉の落葉は認められたが本葉は濃緑化し植物体の乾物重が最大となったと報告されている⁶。

‘Delphin’の 1.5 か月齢苗を補光 (PPFD 110) による温室内で 7 か月間栽培すると、1 果実重は 16 時間日長下で、果実収量は 20 時間日長下で最大となり、連続光下ではそれぞれ下回った⁵²。PPFD 350 の補光による同様の試験においては、処理後 5 週目までは 14 時間日長下よりも連続光下で植物体乾物重、果実収量が上回ったが、その後差は少なくなり 15 週目では同等であった。連続光下において葉のクロロシスは発生しなかったが一部縮葉となった。同様の補光 (PPFD 120) 試験で 15 週目の植物体乾物重、果実収量は連続光下と 18 時間日長下で同等であることが報告されているが、縮葉の有無については触れられていない²⁰。

5) キダチトウガラシ (*Capsicum frutescens*)

トウガラシとキダチトウガラシの連続光応答の種間差も認められている。日中は太陽光、夜間は PPFD 80 の補光を行うファイトロン内で、トウガラシ‘鷹の爪’とキダチトウガラシの小笠原諸島ならびに南西諸島在来系統について、連続光下で 5 週間育苗した苗を 2.5 ~ 3.5 か月間、様々な日長下で栽培したところ、連続光下において、‘鷹の爪’では栄養成長、果実生産量が最大になったのに対し、キダチトウガラシでは植物体の栄養成長は促進されたが、個葉が小さく老化が促進されて落葉した結果、葉面積が大きく低下した^{53,54}。さらには分化後の花芽の座止が確認され、小笠原諸島在来は最初の花芽分化から開花まで 50 日要して果実生産量が大きく低下し、南西諸島在来は全く着花しなかった。

6) タバコ (*Nicotiana tabacum*)

800 fc (約 8,600 lx) の連続光下で ‘Havana’ を 38 日間栽培すると顕著な障害が発生し、下位葉が落葉した⁷。

ウリ科植物

スイカでは連続光障害の発生は報告されていないが、キュウリ、カボチャでは顕著な連続光障害の発生が報告され、発症の程度に種間差や品種間差が存在する。

1) キュウリ (*Cucumis sativus*)

キュウリの人工気象器試験においては連続光による顕著な障害発生は報告されていない。'久留米落合 2 号' は連続光下で極めてよく生育し⁵⁵⁾。'若水' では 14 日齢苗を 15,000 lx の連続光下で 24 日間育成すると、下位葉に多少の黄化は認められたものの黄化現象は進行せず、地上部、地下部ともに乾物重が最大となった⁶⁾。'Triumph hybrid' を PPF 799 の連続光下で播種後 29 日間育成しても葉の障害は発生せず、DLI に比例して乾物生産は増大し、DLI が同一の場合は 12 および 18 時間日長ならびに連続光下で同等の成長量であった⁵⁶⁾。一方 '彼岸節成' では弱光 (0.04 gcal cm⁻² min⁻¹) の連続光下で播種後 2 か月間育成しても 16 時間日長下と栄養成長に差がなかった⁵⁷⁾。また '長日落合 2 号' の 2.5 日齢苗を 10,000 lx の連続光下で 10 日間育成すると、地下部の生育が 16 時間日長下と比較して促進されたが、地上部の生育は培地が保水力の弱い粗砂の場合は両日長間に差がなく、保水力の強い細砂の場合は 16 時間日長下で大となった⁵⁸⁾。

ノルウェー等高緯度地域におけるキュウリの周年生産においては、光合成が可能な光強度で補光を行うことにより生産性を高めている^{59,60)}。'Euphorbia' は 18 ~ 20 時間日長下では生育に異常をきたさない。しかし PPF 190 以上 (草冠部) の連続光下で栽培すると 3 週間後には葉面積ならびに葉の緑色度の低下がみられ、5 週目には成熟葉だけでなく幼葉にもクロロシスを発症し、9 週目の果実収量は約 35% 低下した。一方で群落間に光源を設置して側面からの補光も行った場合は、連続光下でも上記症状は認められず、20 時間日長下よりも果実収量はわずかながら増加した⁶¹⁾。これらに対し、CO₂ 濃度を 3,000 ppm に高めた温室内の連続光下で栽培した試験において、特に障害の発症は認められず、生体重が CO₂ 無施用で無補光区の 7 倍以上となることが報告されている⁷⁾。

以上のように若齢時のキュウリは連続光耐性が比較的高く、成熟が進むと栽培条件や品種によっては連続光障害を発症しやすくなると考えられる。

2) カボチャ (*Cucurbita* spp.)

PPFD 120 の連続光下で子葉展開苗を 13 日間育成すると、セイヨウカボチャ (*C. maxima*) '芳香青皮栗' ならびに 'デリシャス' は新葉にクロロシスを発症したのに対し、ニホンカボ

チャ (*C. moschata*) '日向 14 号'、'鹿ヶ谷'、'白菊座' ならびに '鶴首' では同条件下で葉が濃緑化してクロロシスを発症せず、連続光耐性には種間差が存在した⁶²⁾。さらには耐性が高いニホンカボチャにおいても 'バターナッツ' はセイヨウカボチャ 2 品種と同様のクロロシスを発症し、連続光耐性には品種間差も存在した。これら 3 品種は若齢時に弱光下で短期間のうちにクロロシスを発症したことから極めて連続光耐性が低いと考えられる。

3) スイカ (*Citrullus lanatus*)

32,000 lx の連続光下で 'Early Yates' を播種後 76 日間栽培すると、14 時間日長下と比較して栄養成長、乾物生産が 2 倍以上に増大した⁶³⁾。果実径 (6 cm) は両日長間に差はなかったが、果実の乾物重、種子数は連続光下で 2 倍以上高かった。連続光障害の記述はみられず、スイカは連続光耐性が高い植物の一つとして捉えられる。スイカに加えてスイカ用台木のユウガオ (*Lagenaria siceraria* var. *hispidia*) も連続光耐性が高い (梶田、私信)。

引用文献

- 1) 高辻正基. 完全制御型植物工場の現状. 植物環境工学. 22: 2-7. 2010.
- 2) Sysoeva MI, Markovskaya EF, Shibaeva TG. Plants under continuous light: a review. Plant Stress 4: 5-17. 2010.
- 3) Thimijan RW, Heins RD. Photometric, radiometric, and quantum light units of measure: A review of procedures for interconversion. HortScience. 18: 818-822. 1983.
- 4) Withrow AP, Withrow RB. Photoperiodic chlorosis in tomato. Plant Physiol. 24: 657-663. 1949.
- 5) Hillman WS. Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles. Amer. J. Bot. 43: 89-96. 1956.
- 6) 堀 裕, 巽 穰, 白石憲郎. 光条件に対するそ菜の生育反応に関する研究 II 長時間照明がそ菜の生育に及ぼす影響. 園試報 A (平塚). 7: 173-185. 1968.
- 7) Arthur JM, Guthrie JD, Newell JM. Some effects of artificial climates on the growth and chemical composition of plants. Amer. J. Bot. 17: 416-482. 1930.
- 8) Barbat I, Pop E, Henegariu O. Influence of continuous light on the tomato. Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj. 3: 149-151. 1967.
- 9) Ketellapper HJ. Diurnal periodicity and plant growth. Physiol. Plant. 22: 899-907. 1969.
- 10) Highkin HR, Hanson JB. Possible interaction between light-dark cycles and endogenous daily rhythms on the growth of tomato plants. Plant Physiol. 29: 301-302. 1954.

- 11) Ketellapper HJ. Interaction of photoperiod and cycle length in plant growth. *Physiol. Plant.* 18: 337–345. 1965.
- 12) Hurd RG, Thornley JHM. An analysis of the growth of young tomato plants in water culture at different light integrals and CO₂ concentrations. I. Physiological aspects. *Ann. Bot.* 38: 375–388. 1974.
- 13) Yang TC, Hooker WJ. Albinism of potato spindle tuber viroid-infected Rutgers tomato in continuous light. *Amer. Potato J.* 54: 519–530. 1977.
- 14) Cushman KE, Tibbitts TW. The role of ethylene in the development of constant-light injury of potato and tomato. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 123: 239–245. 1998.
- 15) Jensen EB, Veierskov B. Interaction between photoperiod, photosynthesis and ethylene formation in tomato plants (*Lycopersicon esculentum* cv. Ailsa Craig and ACC-oxidase antisense pTOM13). *Physiol. Plant.* 103: 363–368. 1998.
- 16) Yuasa T, Tomikubo Y, Yamauchi T, Inoue A, Iwaya-Inoue M. Environmental stresses activate a tomato SNF1-related protein kinase 2 homolog, SlSnRK2C. *Plant Biotech.* 24: 401–408. 2007.
- 17) Ohyama K, Manabe K, Omura Y, Kozai T, Kubota C. Potential use of a 24-hour photoperiod (continuous light) with alternating air temperature for production of tomato plug transplants in a closed system. *HortScience.* 40: 374–377. 2005.
- 18) Ohyama K, Omura Y, Kozai T. Effects of air temperature regimes on physiological disorders and floral development of tomato seedlings grown under continuous light. *HortScience.* 40: 1304–1306. 2005.
- 19) Demers DA, Dorais M, Wien CH, Gosselin A. Effects of supplemental light duration on greenhouse tomato plants and fruit yields. *Sci. Hortic.* 74: 295–306. 1998.
- 20) Dorais M, Yelle S, Gosselin A. Influence of extended photoperiod on photosynthate partitioning and export in tomato and pepper plants. *N. Z. J. Crop Hortic. Sci.* 24: 29–37. 1996.
- 21) Murage EN, Sato Y, Masuda M. Relationship between dark period and leaf chlorosis, potassium, magnesium and calcium content of young eggplants. *Sci. Hortic.* 66: 9–19. 1996.
- 22) Murage EN, Watashiro N, Masuda M. Leaf chlorosis and carbon metabolism of eggplant in relation to continuous light and carbon dioxide. *Sci. Hortic.* 67: 27–37. 1996.
- 23) Murage EN, Masuda M. Response of pepper and eggplant to continuous light in relation to leaf chlorosis and activities of antioxidative enzymes. *Sci. Hortic.* 70: 269–279. 1997.
- 24) 榎田正治, 山口朋之, 村上賢治, 向阪信一. ナスとピーマンの乾物生産ならびに葉の光生理障害とSOD活性に及ぼす連続光強度の影響. *植物工場学会誌.* 14: 32–37. 2002.
- 25) Murage EN, Watashiro N, Masuda M. Influence of light quality, PPFD and temperature on leaf chlorosis of eggplants grown under continuous illumination. *Sci. Hortic.* 68: 73–82. 1997.
- 26) Masuda M, Yoshida Y, Murakami K, Nakachi K, Kinoshita T. Leaf injury and dry mass production in eggplant and pepper plant as affected by overnight supplemental lighting. *Environ. Cont. Biol.* 44: 285–291. 2006.
- 27) Wheeler RM. Potato and human exploration of space: Some observations from NASA-sponsored controlled environment studies. *Potato Res.* 49: 67–90. 2006.
- 28) Wheeler RM, Tibbitts TW. Growth and tuberization of potato (*Solanum tuberosum* L.) under continuous light. *Plant Physiol.* 80: 801–804. 1986.
- 29) Tibbitts TW, Bennett SM, Morrow RC, Bula RJ. Utilization of white potatoes in CELSS. *Adv. Space Res.* 9: 53–59. 1989.
- 30) Tibbitts TW, Cao W, Bennett SM. Utilization of potatoes for life support in space. V. Evaluation of cultivars in response to continuous light and high temperature. *Amer. Potato J.* 69: 229–237. 1992.
- 31) Cao W, Tibbitts TW. Physiological responses in potato plants under continuous irradiation. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 116: 525–527. 1991.
- 32) Cushman KE, Tibbitts TW, Sharkey TD, Wise RR. Constant-light injury of potato: Temporal and spatial patterns of carbon dioxide assimilation, starch content, chloroplast integrity, and necrotic lesions. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 120: 1032–1040. 1995.
- 33) Tibbitts TW, Bennett SM, Cao W. Control of continuous irradiation injury on potatoes with daily temperature cycling. *Plant Physiol.* 93: 409–411. 1990.
- 34) Cushman KE, Tibbitts TW. Size of tuber propagule influences injury of 'Kennebec' potato plants by constant light. *HortScience.* 31: 1164–1166. 1996.
- 35) Jones RAC. Use of continuous light to improve diagnosis of potato leaf roll virus in tuber indexing tests. *Plant Pathol.* 30: 225–232. 1981.
- 36) Cao W, Tibbitts TW. Temperature cycling periods affect growth and tuberization in potatoes under continuous irradiation. *HortScience.* 27: 344–345. 1992.
- 37) Wheeler RM, Steffen KL, Tibbitts TW, Palta JP. Utilization of potatoes for life support systems II. The effects of temperature under 24-h and 12-h photoperiods. *Amer. Potato J.* 63: 639–647. 1986.
- 38) Yandell BS, Najar A, Wheeler RM, Tibbitts TW. Modeling the effects of light, carbon dioxide and temperature on the growth of potato. *Crop Sci.* 28: 811–818. 1988.
- 39) Wheeler RM, Tibbitts TW. Utilization of potatoes for life support systems in space: III. Productivity at successive harvest dates under 12-h and 24-h photoperiods. *Amer. Potato J.* 64: 311–320. 1987.
- 40) Wheeler RM, Tibbitts TW. Influence of changes

- in daylength and carbon dioxide on the growth of potato. *Ann. Bot.* 79: 529–533. 1997.
- 41) Wheeler RM, Tibbitts TW, Fitzpatrick AH. Carbon dioxide effects on potato growth under different photoperiods and irradiance. *Crop Sci.* 31: 1209–1213. 1991.
 - 42) Cao W, Tibbitts TW, Wheeler RM. Carbon dioxide interactions with irradiance and temperature in potatoes. *Adv. Space Res.* 14: 243–250. 1994.
 - 43) Wheeler RM, Tibbitts TW. Utilization of potatoes for life support systems in space. IV. Effect of CO₂ enrichment. *Amer. Potato J.* 66: 25–34. 1989.
 - 44) Dorais M, Carpentier R, Yelle S, Gosselin A. Adaptability of tomato and pepper leaves to changes in photoperiod: Effects on the composition and function of the thylakoid membrane. *Physiol. Plant.* 94: 692–700. 1995.
 - 45) Masuda M, Murage EN. Continuous fluorescent illumination enhances growth and fruiting of pepper. *J. Japan. Soc. Hortic. Sci.* 67: 862–865. 1998.
 - 46) 榊田正治, 吉田裕一, 村上賢治, 浜田優子, 向阪信一. 蛍光灯連続光下でのピーマンの結実肥大に及ぼす炭酸ガス施与効果. *植物工場学会誌.* 12: 254–260. 2000.
 - 47) 榊田正治, 山口朋之, 尾崎真紀, 村上賢治, 吉田裕一, 向阪信一. 蛍光灯連続光下でのピーマン栽培における循環培養液の濃度・組成および pH の変化とその管理. *植物工場学会誌.* 13: 192–198. 2001.
 - 48) 榊田正治, 荻野知子, 村上賢治, 吉田裕一, 向阪信一. ピーマンの結実肥大に及ぼす蛍光灯連続光と暗期中断の影響. *植物工場学会誌.* 14: 147–151. 2002.
 - 49) 榊田正治, 中地弘邦, 村上賢治, 吉田裕一. 光質の異なる蛍光灯連続照明下でのピーマンの生育と乾物生産. *植物工場学会誌.* 16: 131–136. 2004.
 - 50) 村上賢治, 井戸睦己, 榊田正治. 蛍光灯連続光下における暗期挿入および暗期の温度がシトウ果実の辛味発現に及ぼす影響. *植物環境工学.* 18: 284–289. 2006.
 - 51) Nilwik HJM. Growth analysis of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.): 2. Interacting effects of irradiance, temperature and plant age in controlled conditions. *Ann. Bot.* 48: 137–145. 1981.
 - 52) Demers DA, Gosselin A, Wien CH. Effects of supplemental light duration on greenhouse sweet pepper plants and fruit yields. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 123: 202–207. 1998.
 - 53) Yamamoto S, Misumi M, Nawata E. Effects of various photoperiods on flowering in *Capsicum frutescens* and *C. annuum*. *Environ. Cont. Biol.* 45: 133–142. 2007.
 - 54) Yamamoto S, Misumi M, Nawata E. Effects of photoperiod on vegetative growth, flowering and fruiting of *Capsicum frutescens* L. and *C. annuum* L. *Environ. Cont. Biol.* 46: 39–47. 2008.
 - 55) 福島栄二, 松尾英輔, 上本俊平. 制御環境下におけるキュウリの生育反応 II 連続人工照明条件下におけるキュウリ幼苗の相対成長. *九大農学芸雑.* 23: 191–196. 1968.
 - 56) Warrington IJ, Norton RA. An evaluation of plant growth and development under various daily quantum integrals. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 116: 544–551. 1991.
 - 57) Matsuo E, Minohara Y, Takanashi S. Studies on the growth behaviour of cucumber in controlled environments. III. Effect of different photoperiodic combinations of various kinds of light on the growth and the sex differentiation of cucumber. *J. Japan. Soc. Hortic. Sci.* 37: 328–332. 1968.
 - 58) Toyama M. Fundamental research on the suna saibai (a type of sand culture). IV. Relationship between the physical composition of sand media and the growth response of cucumber seedlings grown under controlled environment. *J. Japan. Soc. Hortic. Sci.* 43: 229–236. 1974.
 - 59) Pettersen RI, Torre S, Gislerød HR. Effects of leaf aging and light duration on photosynthetic characteristics in a cucumber canopy. *Sci. Hortic.* 125: 82–87. 2010.
 - 60) Wolff SA, Langerud A. Fruit yield, starch content and leaf chlorosis in cucumber exposed to continuous lighting. *Europ. J. Hortic. Sci.* 71: 259–261. 2006.
 - 61) Pettersen RI, Torre S, Gislerød HR. Effects of intracanalopy lighting on photosynthetic characteristics in cucumber. *Sci. Hortic.* 125: 77–81. 2010.
 - 62) 村上賢治, 織田裕美, 榊田正治. カボチャ属における連続光誘導クロロシス発現の品種間差異と抗酸化酵素活性. *園学雑.* 71: 716–718. 2002.
 - 63) Buttrose MS, Sedgley M. Some effects of light intensity, daylength and temperature on growth of fruiting and non-fruiting watermelon (*Citrullus lanatus*). *Ann. Bot.* 42: 599–608. 1978.